ÜBER DIE

SCHICKSALE DER CENTRALSPINDEL

BEI

KARYOKINETISCHER ZELLTEILUNG.

VON

DR. K. v. KOSTANECKI.

Aus dem anatomischen Institut in Giessen.

Mit 36 Figuren auf Tafel XIV/XV.

Sonder-Abdruck aus den „Anatomischen Heften.“ Herausgegeben von Fr. Merkel und R. Bonnet.

WIESBADEN.

VERLAG VON J. F. BERGMANN.

1892.



X.

ÜBER DIE SCHICKSALE DER CENTRALSPINDEL BEI KARYOKINETISCHER ZELLTEILUNG.

VON

DR. K. v. KOSTANECKI.

Aus dem anatomischen Institut in Giessen.

Mit 36 Figuren auf Tafel XIV/XV.





In einer vor kurzer Zeit veröffentlichten vorläufigen Mitteilung habe ich bei Säugetierembryonen über das Auftreten von kleinen Körperchen berichtet, die während der Anaphasen der karyokinetischen Zellteilung innerhalb der „Centralspindel“ erscheinen, und habe dabei die Vermutung ausgesprochen, dass dieselben zur äquatorialen Halbierung der Centralspindel in Beziehung stehen dürften.

Die Existenz der „Centralspindel“ als eines für sich abgegrenzten Gebildes während der Karyokinese, also die Existenz eines Komplexes von Fasern, die von Pol zu Pol kontinuierlich verlaufen, ohne im Äquator eine Unterbrechung zu zeigen und ohne mit den Chromosomen in Verbindung zu treten, ist erst in der letzten Zeit durch die gleichzeitigen, zum Teil unabhängigen Arbeiten von Hermann und Flemming sichergestellt worden; während früher von vielen Autoren das Vorhandensein von durchgängigen, von Pol zu Pol ziehenden Fasern geleugnet wurde, die Fäden vielmehr, die während der Anaphasen zwischen den Tochterfiguren der Chromosomen sich finden, erst beim Auseinanderweichen der chromatischen Tochterschleifen aus deren Lininmassen ausgesponnen werden sollten (Verbindungsfäden). Auch ist es durch diese Forscher festgestellt worden, dass sich die Centralspindel von Anfang der Mitose an als kleine, die beiden Centrosomen verknüpfende Figur anlegt, die rasch zu einer grösseren Spindel heranwächst, und dass sie völlig unabhängig von Kernbestandteilen, im Protoplasma angelegt wird, also lediglich dem Zellleib, dem Protoplasma ihre Entstehung

verdankt. Diese Angaben haben seither durch M. Heidenhain und O. van der Stricht Bestätigung erfahren. Ich selbst habe beim Salamander in den Epithelzellen der Darmgrübchen einige Male Gelegenheit gehabt, eine kleine, von Polkörperchen zu Polkörperchen durchgehende Spindelfigur zu beobachten; ausserdem erwähne ich besonders einen ganz vereinzelten, aber seiner Seltenheit wegen wohl bemerkenswerten Befund einer solchen Centralspindelanlage beim Säugetier: In den grossen Bindegewebszellen des Ligamentum suspensorium hepatis eines 2 cm grossen Kaninchenembryo fand ich bei einem Spirem, von dessen Schleifen die meisten durch das Messer entfernt waren, so dass nur einige, in ihrem Verlauf aber desto besser zu übersehende Chromatinschleifen vorlagen, neben demselben im Zellleib eine kleine, zierliche, die beiden Polkörperchen verbindende in sich geschlossene Spindelfigur (die etwa der Fig. 5 von Hermann entsprechen würde).

Als ein in sich geschlossenes Gebilde bleibt nun die Centralspindel während der weiteren Phasen der Mitose bestehen; bis zum Muttersternstadium allerdings nicht deutlich sichtbar, da sie von den beiden Halbspindeln und den Chromosomen wie von einem Mantel umfasst und bedeckt wird; in den Anaphasen tritt sie aber wiederum in ihrem Mittelteil deutlich zwischen den Tochterfiguren der Chromosomen hervor.

Bezüglich des Verbleibs der Fäden der Centralspindel bei der Durchschnürung der Zellen nehmen sämtliche Autoren als sicher an, dass dieselben ganz oder wenigstens zum grossen Teil in das Protoplasma der Tochterzellen übergehen. Dies bestätigen sogar diejenigen Autoren, die die Verbindungsfäden aus dem Mutterkern abzuleiten geneigt sind, indem sie darin einen Beweis dafür sehen, dass der Kern während der Mitose nicht völlig seine Selbständigkeit bewahrt, sondern Teile desselben späterhin dem Protoplasma einverleibt werden.

Das Studium der Mitosen bei Säugetierembryonen führte

mich nun zunächst zu Ergebnissen, die im stande sein dürften, einiges Licht auf die intimeren Verhältnisse und Vorgänge zu werfen, die sich innerhalb der Centralspindel während der Anaphasen abspielen [1]).

Der Untersuchung lagen vor allem Embryonen vom Kaninchen, Hund und Rind zu Grunde.

In der Diasterphase, wo das Protoplasma der in Teilung begriffenen Zelle noch keine Spur einer äquatorialen Einschnürung zeigt, ist die Centralspindel ausserordentlich deutlich ausgebildet und gegen den Äquator bedeutender ausgebuchtet. Ihre Fasern erscheinen deutlich gefärbt, verlaufen aber nicht so schnurgerade, wie die Fasern der polaren Halbspindeln. Es ist von mehreren Seiten darauf aufmerksam gemacht worden, dass sich diese Fasern in optischer Hinsicht anders verhalten, wie die anderen Spindelfibrillen. Es ist dies,

---

[1]) Die der Arbeit zu Grunde liegenden Präparate wurden zum grössten Teil in konzentrierter Sublimatlösung (0,5 % Kochsalzlösung in Hitze mit Sublimat gesättigt) fixiert, wo sie 12 bis 24 Stunden verblieben. Auswaschen in fliessendem Wasser 24 Stunden, dann 30, 50, 70, 90 % und abs. Alkohol mit Zusatz von kleinen Mengen Jodtinktur zur Entfernung der letzten Spuren des Sublimats. Zum Teil wurden die Stücke ungefärbt eingebettet nach vorherigem Aufenthalt in Bergamottenöl, oder aber behufs Durchfärbung mit Hämatoxylin (1/2 % wässerige Lösung 12—24 Stunden) und Kali-Alaun (1 % Lösung 12—24 Stunden) behandelt. Vor der Färbung und nach der Färbung muss die Verdünnung resp. Steigerung des Alkohols allmählich geschehen. Die ungefärbten Präparate wurden mit Biondi-Ehrlich'scher Lösung (Methylgrün, S-Fuchsin, Orange) auf dem Objektträger gefärbt, die durchgefärbten mit Eosin-Orange, Säurefuchsin-Orange nachgefärbt. Die unten beschriebenen Differenzierungen innerhalb der Centralspindel und die Zwischenkörper nehmen dieselbe Farbe wie das Protoplasma, aber in einem tieferen Farbenton an. Zusatz von Orange erhöhte die Färbbarkeit derselben. Nachdem ich einmal auf diese Vorgänge aufmerksam geworden bin, konnte ich sie auch an einfachen Hämatoxylin-Präparaten wahrnehmen; auch die Färbung mit Hämatoxylin (1/4 %) Kalium monochromicum (1/2 %) nach vorheriger Fixierung mit Sublimat Pikrinsäure (aa) oder Sublimat-Eisessig (2 %) leistete mir gute Dienste. Das Hermann'sche Gemisch mit Nachbehandlung mit Holzessig habe ich auch mit Erfolg angewandt. Ich glaube also, dass jede Färbemethode, die imstande ist, Protoplasmastrukturen zu verdeutlichen, hier zum Ziele führt.

wie ich mit M. Heidenhain als sicher annehme, eine Folge davon, dass, während die Fibrillen der Halbspindeln homogen erscheinen, die Centralspindel aus Fasern besteht, die in den Anaphasen einen typisch mikrosomalen Bau aufweisen. Im Bereich dieser Centralspindel sieht man nun in diesem Stadium in der Nähe der beiderseitigen Tochterfiguren der Chromosomen kleine Körperchen auftreten, die ich als „Centralspindelkörperchen" bezeichnet habe. Grösse und Zahl dieser Körperchen zeigen ganz beträchtliche Schwankungen; bei der Zählung der Körperchen ist es notwendig, die ganze Centralspindel ringsherum durch Änderung der Einstellung zu besehen, die ja auch körperlich als ein kurzes breitspindelförmiges Gebilde zu denken ist. Meist fand ich nun jederseits vier, fünf oder sechs grössere Körperchen (Fig. 1, 2, 3), daneben aber immer noch eine grössere Anzahl kleinerer Körnchen. Diese Körnchen sowohl als auch die grösseren Körperchen standen in inniger Beziehung zu den Fäden der Centralspindel. Seltener sind die Fälle, wo keine grösseren Körperchen auftreten, sondern lauter kleine, sehr zahlreiche Granula im Bereiche der Fäden erscheinen, die aber durch ihre Grösse sich von den gesamten Mikrosomen der Centralspindel unterscheiden (Fig. 4).

Die Entfernung zwischen der Chromatinfigur und dem Äquator betreffend, ist zu bemerken, dass sie für die Körperchen einer und derselben Seite verschieden ist, nur selten liegen dieselben in einer einzigen, dem Äquator parallelen Ebene (Fig. 3 und 4); dagegen stimmen im allgemeinen je zwei heteropole, in der meridionalen Reihenfolge aber beliebige Körperchen bezüglich dieser Entfernung unter einander überein; — indess kommen auch hiervon zahlreiche Ausnahmen vor.

Die Körperchen rücken nun von den beiden Chromatinfiguren gegen den Äquator vor, wo sie sich dicht an einander legen und sich im ganzen Bereich der Centralspindel gleichmässig verteilen, so dass sie eine in deren Äquator liegende

Platte von kleinen, dunkel tingierten, dicht an einander liegenden Körperchen — eine äquatoriale Körnchenplatte (Fig. 5 und 6) bilden. Die Chromatinfigur ist jetzt im Diasterstadium oder bereits im Übergang zum Dispieren; — der Zellleib fängt eben an, sich einzuschnüren, und zwar geschieht dies meist einseitig (Fig. 6). Sobald die Einschnürung des Zellleibes bis zur Centralspindel vorgeschritten ist, werden die mehr peripher gelegenen Centralspindelfasern gerade im Äquator da, wo die Centralspindelkörperchen liegen, durchschnitten, und man sieht die Körperchen zugleich mit den verkürzten und undeutlich werdenden Fasern sich wiederum polarwärts begeben (Fig. 7—13). Ich sah niemals die Enden der durchschnürten Fasern der Centralspindel sich mit dem Fadenwerk der Zellsubstanz verbinden. Die Mehrzahl der Fasern jedoch wird deutlich bei fortschreitender Einschnürung des Zellleibes in die Mitte des Äquators zugleich mit den darin angesammelten Körperchen zusammengedrängt, so dass die Fäden immer mehr gegen ein gemeinsames Centrum hin konvergieren, von dem aus sie mit der entsprechenden Hälfte gegen je eine Chromosomen-Tochterfigur ausstrahlen (Fig. 7—14).

Die kleinen Centralspindelkörperchen sind durch die Einschnürung nahe zusammengedrängt und zum Teil oder ganz verschmolzen, so dass bisweilen nur ein einziger „Zwischenkörper“ alle Centralspindelfasern vereinigt, ein andermal zwei grössere Körperchen sich dicht neben einander vorfinden. Die beiden Tochterzellen können nun eine zeitlang mit ihren Teilungsflächen bis zur Berührung dicht an einander liegen bleiben, den „Zwischenkörper“ mit den beiderseitigen Resten der Centralspindel in der Mitte; bei den Zellen dagegen, die noch in den Anaphasen sich gegen einander bedeutender zu verschieben beginnen, vor allem bei Bindegewebszellen und glatten Muskelzellen, wird zwischen ihnen eine längere Brücke ausgesponnen, in deren Innerem der oder die „Zwischenkörper“ liegen, und

die Schwesterzellen hängen durch deren Vermittelung noch zusammen; die Centralspindelfasern werden dabei lang ausgezogen und zu äusserst feinen, zarten, mehr homogenen Fäden ausgesponnen (Fig. 13 und 14).

Mit der völligen Durchschnürung der Zellen wird schliesslich in einem wie in anderem Falle der Zwischenkörper in zwei Teile durchtrennt, von denen jeder einer Tochterzelle angehört; man sieht öfters, wie in den Figg. 9 und 11, in jeder Tochterzelle ein grösseres Körperchen liegen, von dem aus die Fibrillen der betreffenden Centralspindelhälfte nach dem Tochterkern auslaufen. Durch die Spaltung des Zwischenkörpers sind also auch die beiden Schwesterhälften der Centralspindel definitiv von einander geschieden.

Bei eben durchschnürten Zellen, deren Kerne im späten Dispirem erscheinen oder bereits bestimmtere der Endform sich nähernde Umrisse zeigen, nämlich im äusseren Umfange zum grossen Teil schon eine deutliche Membran aufweisen, sieht man nun öfters auf dem Wege nach der Chromatinfigur zu die Reste der Centralspindel. Und zwar rückt das kegelförmige Strahlenbündel entweder als ganzes mit dem an seiner Spitze gelegenen Körperchen hinauf (Figg. 15 und 16 die nach oben gelegenen Tochterzellen) oder aber es löst sich in einzelne Fasern auf, die eine zeitlang um den Kern herum sichtbar sind (Figg. 15 und 16 die unteren Tochterzellen).

Die beschriebenen „Centralspindelkörperchen“ waren regelmässig in sämtlichen embryonalen Zellen (Epidermiszellen, Darmepithel, Nierenepithel, Ganglienzellen, Leberzellen, Bindegewebszellen, Knorpelzellen, Erythroblasten, Leukoblasten, selbst Riesenzellen) im Diaster- und Dispiremstadium bis zur völligen Durchschnürung des Zellleibes zu finden, so dass ich sie von vorne herein als eine regelmässige Erscheinung der späteren Phasen der karyokinetischen Teilung ansehen zu müssen geglaubt habe. Auch sind sie in sämtlichen Zellen erwachsener Säuge-

tiere, die ich bisher daraufhin zu untersuchen Gelegenheit hatte, ganz regelmässig zu finden.

Beim Menschen habe ich dieselben gleichfalls konstant in den Mitosen verschiedener rasch wachsender Geschwülste angetroffen, deren ungemein reichliche Zellvermehrung vielfache Gelegenheit zur Beobachtung dieser Vorgänge bietet. Ich gebe in den beigefügten Fig. 17—20 einige diesbezügliche Stadien aus einem suborbitalen Hautkarcinom, dessen grosse epitheliale Zellen ein äusserst günstiges Untersuchungsobjekt abgaben.

Die Beobachtungen an anderen Wirbeltieren ergaben eine vollkommene Bestätigung der Befunde, ohne mir jedoch wesentlich neue Gesichtspunkte und Thatsachen geliefert zu haben; — die Säugetiermitosen sind, was diesen Punkt anbetrifft, trotz ihrer Kleinheit vielleicht das dankbarste Untersuchungsobjekt.

Von Vögeln habe ich vor allem Hühnerembryonen in verschiedenen Stadien untersucht; dieselben schliessen sich in allen wesentlichen Punkten eng an die Säugetiere an.

Von Amphibien habe ich Frosch (Darmepithel, Hoden), Axolotl (Darmepithel, Leukocyten, Bindegewebszellen), Triton (Darm) und Salamander (Darmepithel, Leukocyten, Bindegewebszellen, Nierenepithel, Hoden) untersucht. Auch hier konnte man in den Anaphasen zunächst in einer breiteren Zone gegen den Äquator hin, dann mehr auf die Äquatorialebene selbst begrenzt eine Differenzierung innerhalb der Centralspindelfasern wahrnehmen. Am deutlichsten tritt dies beim Frosch hervor, von dem die Fig. 21 herrührt; aber auch bei den anderen wies hier die Centralspindel eine intensivere Färbung auf, herrührend von einer zunächst länglichen, dann knötchenartigen Anschwellung der einzelnen Fasern. Die weiteren Phasen lehnen sich ganz an die besprochenen Vorgänge bei Säugetieren an. Bei der meist einseitig vorschreitenden Zelleinschnürung wird die äquatoriale Körnchenplatte samt den Centralspindelfasern in der Mitte zusammengefasst (Fig. 22, Frosch), aus deren Aneinander-

lagerung der „Zwischenkörper“ der Zellen entsteht (Fig. 23), der bei eventueller Verschiebung der Tochterzellen gegen einander in die zwischen beiden sich ausspannende Zellbrücke zu liegen kommt (Fig. 24). Da gegen den Zwischenkörper hin das ganze Bündel der Spindelfasern konvergiert, so erscheint dasselbe gegen den Äquator wegen der nahen Aneinanderlagerung der Fasern viel dunkler gefärbt; innerhalb dieser dunkleren Partie erscheint aber der Zwischenkörper selbst als ein ganz deutlich begrenztes und cirkumskriptes Gebilde, das die beiderseitigen Centralspindelhälften in sich aufnimmt. Sämtliche Spindelfasern können entweder nur in einem einzigen „Zwischenkörper“ vereint sein (Fig. 25, Axolotl), der nach vollzogener Zelldurchschnürung in zwei, zu je einer Tochterzelle gehörige Klümpchen zerklüftet wird (Figg. 28, 29, Salamander), oder aber es finden sich beiderseits je zwei kleine Körperchen dicht neben einander (Figg. 26, 27, Salamander). Ab und zu scheint die Durchschnürung nur mit einem Hindernis vor sich zu gehen, indem sich zwischen den beiden Tochterkörperchen ein tief gefärbter Streifen, eine Art Verbindungsbrücke ausspannt (Fig. 30).

Ist die definitive Durchtrennung einmal erfolgt, so rücken die Zwischenkörperchen auseinander und mit ihnen die konischen Bündel der Centralspindelfasern, die mit einer verbreiterten Basis nach der Gegenpolseite des Kerns gekehrt sind. Die Fig. 31—36 bieten verschiedene Stadien dieser Wanderung der Centralspindelhälften gegen die Chromatinfigur hin. Allerdings ist ein geschlossenes Vorrücken der Centralspindelhälfte nach dem Kern hin keine beständige Erscheinung; oft erscheinen die Spindelfasern um die Chromatinfigur wie aufgefasert, und die einzelnen Fasern ragen aus dem Gegenpolende des Kerns frei hervor; ein Beweis dafür, dass während des Hinaufrückens der Spindelfasernhälfte nach dem Polfeld des Tochterkerns mannigfache Variationen innerhalb des näheren Vorgangs möglich sind. Bei Tochterzellen, deren Kerne sich bereits im Endstadium der

Mitose befanden und bei denen von den Überresten der Centralspindel nichts mehr zu sehen war, habe ich von „Zwischenkörpern“ nichts mehr gesehen, ebensowenig bei Zellen in völligem Ruhezustande.

Dass die zum Teil als distinkte kleine Körperchen, zum Teil als blosse Anschwellungen in die Erscheinung tretende Differenzierung innerhalb der Centralspindel protoplasmatischen Ursprungs ist und lediglich dem Zellleib entstammt, unterliegt in Anbetracht der tinktoriellen Verhältnisse keinem Zweifel. Angesichts der Thatsache, dass die Körperchen, bei Säugetieren vor allem deutlich, erst allmählich nach dem Äquator gelangen, liegt die Vermutung nahe, dass die dazu erforderliche Substanz zum Teil durch die Polarstrahlung in den Bereich der Centralspindel einbezogen wird und durch deren Fibrillen nach dem Äquator hin befördert wird, wo sie dann wie eine Reihe von stärkeren Mikrosomen an den Spindelfasern erscheint. Der bei der darauffolgenden Zelleinschnürung sichtbare „Zwischenkörper“ erklärt sich durch das notwendige Zusammenrücken und durch das Verschmelzen derselben.

Gleich bei den ersten Beobachtungen über diesen Gegenstand musste ich annehmen, dass die nach dem Äquator hin fortschreitende Differenzierung der Centralspindelfasern mit deren äquatorialer Halbierung im Zusammenhang stehen dürfte, indem sie dieselbe gewissermassen vorzubereiten und einzuleiten hätte. Die Centralspindelfasern würden demnach nicht ohne weiteres bei der Einschnürung des Zellleibs einfach durchschnitten. Bei einzelnen peripheren Fasern ist dies allerdings der Fall, die meisten aber haften an den „Zwischenkörpern“ fest. Und so ist denn aus der primären einfachen Centralspindel eine Centraldoppelspindel entstanden, deren beide Hälften in dem „Zwischenkörper“ zusammenhängen und dann auseinandergehen, um im Polkörperchen beiderseits ihre Befestigung zu finden. Dabei kann jede der Centralspindelhälften in ihrem Mittelteil die etwas

bauchige Beschaffenheit beibehalten, oder aber ihre Fasern fallen zusammen zu einem engeren, strangartigen Gebilde, das desto intensiver gefärbt erscheint (Figg. 10, 23, 24). Nachdem aber die Spindelfasern samt den Körperchen bei nachfolgender Zelleinschnürung durchtrennt sind, verlieren sie sich nicht beliebig im Protoplasma und gehen nicht Verbindungen mit den Fadenstrukturen des Zellleibs ein, sondern ich darf aus den Bildern wie in Figg. 15 und 16, ferner 32, 33, 34, 35 und 36 schliessen, dass dieselben wiederum nach dem Polfeld zu hinaufrücken. Darin erblicke ich eine Einrichtung, die Substanz der Centralspindelfasern wieder an jenen Ort gelangen zu lassen, aus dem sie unzweifelhaft stammen, nämlich in die am Polfeld angesammelte Substanz des Archoplasmas. Dass die Reste der Spindelfasern auch noch in späten Dispiremphasen nach dem Polfeld zu hinaufrücken können, selbst in Stadien, wo die Tochterkerne an ihrem äusseren Umfange eine deutliche Membran erhalten, lässt sich nicht bezweifeln angesichts der Thatsache, dass ebenso wie am Polfeld eine Delle, der Polhilus, so auch am Gegenpolfeld lange Zeit hindurch, noch zu einer Zeit, wo der Kern sonst eine deutliche Membran aufweist, sich eine weite ungeschlossene annähernd kreisförmige Öffnung, eine Art „Gegenpolhilus", befindet, die der Fortbewegung der protoplasmatischen Fadenstrukturen kein Hindernis bietet. Und deswegen sieht man auch jedesmal, wo noch Reste der Centralspindel zu sehen sind, dieselben sich am Gegenpolhilus in das Innere der Chromatinfigur hineinsenken, während sonst im Umkreise des Kerns der bekannte hellere Hof erscheint. Es stellen also die Kerne in der Dispiremphase dann, wo ihre Membran sich im äusseren Umkreise zu bilden beginnt, wirkliche „Lochkerne" dar, wie man sich bei günstiger Lage der Chromosomen-Tochterfigur überzeugen kann; und in dieser Gestaltung des Tochterkerns sehe ich ein nicht unwesentliches Mittel dazu, dass die Protoplasmastrukturen sich in den Tochterzellen unbehindert zu der

Anordnung zusammenfinden können, die sie in der Mutterzelle einnahmen.

Ähnliche Vorgänge, wie die eben besprochenen — äquatoriale Differenzierung innerhalb der Centralspindel, das Auftreten von „Zwischenkörpern“ in den Anaphasen — hat man vielfach schon bei Wirbeltieren und vor allem bei Wirbellosen beschrieben, die Deutung derselben aber in einer ganz anderen Weise versucht; man homologisierte die Bilder mit Vorgängen, die bei Pflanzenzellen zu beobachten sind, und fasste sie als Äquivalente der pflanzlichen „Zellplatte“ als Zellplattenrudimente auf.

Bei Pflanzen ist es nämlich längst beobachtet worden, dass es im Stadium der Knäuelform der Tochterkerne im Äquator zur Bildung kleiner Körperchen im ganzen Komplex der Verbindungsfäden kommt, deren Gesamtsumme die „Zellplatte“ Strasburger's bildet. Die kleinen Körperchen liegen im Äquator in einfacher Schicht oder, wenn sie klein sind, mehrschichtig und erscheinen entweder als Verdickungen der Verbindungsfäden oder liegen zwischen denselben. Nach einigen Autoren (Hegelmaier, Hanstein) verhalten sie sich chemisch wie das übrige Protoplasma; nach Strasburger geben sie zuweilen, nicht immer, Stärkereaktion, bestehen aber „wohl überall aus einer Substanz, die der Stärke und Cellulose nahe verwandt ist.“ Diese Körnchen bezeichnen die Teilungsebene der Zelle, indem sie das Material für die Bildung der die Tochterzellen scheidenden Cellulosewand abgeben, die im wesentlichen aus einer Verschmelzung und allmählichen Vergrösserung dieser Knötchen entstehen soll.

Eine ganze Reihe von Autoren hat nun auch bei tierischen Zellen ähnliche äquatoriale Differenzierungen der Spindelfasern (Verbindungsfäden) beschrieben oder aber in der Einschnürungsbrücke zwischen den Tochterzellen tingible Körper beobachtet, die als rudimentäre Zellplatten aufgefasst wurden.

Besonders zahlreich sind die Beobachtungen bei Wirbellosen, unter denenzuerst van Beneden bei Dicyemidenkeimen eine äquatoriale Differenzierung der Verbindungsfäden erwähnt hat; die Zelle schnürt sich so weit ein, bis sie auf die „Zellplatte“, „renflements médians des fibrilles“ trifft — diese spaltet sich dann nach van Beneden in zwei Teile. Balbiani erwähnt bei den Epithelzellen einer Orthopteren-Larve, Fol bei Echinodermen sowie beim Ei von Cymbulia „des petits grains qui ne sont autre chose que des renflements ou des varicosités des filaments.“ Ähnliches ist von Flemming gleichfalls bei Echinodermen beobachtet, von Bütschli bei Nephelis vulgaris, von Mark bei Eiern von Schnecken, von van Gehuchten bei der Ausstossung der Richtungskörperchen von Ascaris megalocephala, von Prenant bei Myriopoden (Hodenzellen von Scolopendra und Lithobius), von Henking bei Samenzellen von Pyrrhocoris apterus. Vor allem hat aber Carnoy bei verschiedenen Objekten auf's genaueste das Auftreten der „Zellplatte“ studiert. Er hält das Auftreten der Zellplatte für eine auch bei den tierischen Zellen allgemeine Erscheinung. Er sah die Verbindungsfäden, oder wie wir jetzt besser sagen würden, die Centralspindelfasern sich in der Mitte ein wenig verdicken, und wenn die Fäden zahlreich waren und bis zur Berührung nahe an einander lagen, so bildeten die Verdickungen in ihrer Gesamtheit eine mehr oder weniger kontinuierliche Platte. Diese nennt Carnoy „plaque fusoriale“ im Gegensatz zu „plaque complétive“ (plaque marginale, plaque cytoplasmique), die ähnlich wie die Ergänzungsplatte der Botaniker noch im Protoplasma ausserhalb der Spindelfasern im Bereich des Äquators auftreten soll. Nach Carnoy soll nun diese Platte bisweilen zur Bildung der Scheidewand zwischen den Tochterzellen verwendet werden, indem sie sich spaltet und zur Wand der neuen Zellen wird, bisweilen dagegen schwinden, ohne benutzt zu werden.

Auch bezüglich der Wirbeltiere liegen zahlreiche Beobachtungen vor. Van Beneden erwähnt Zellplattenbildung im Ektoderm von Säugetierembryonen, Strasburger in Netzknorpelzellen von Säugetieren, Mayzel im Epithel der Hornhaut des Sperlings, Schleicher in den Knorpelzellen der Batrachier, Carnoy bei Triton alpestris, Bütschli bei embryonalen Blutkörperchen des Hühnchens, Schottländer im Epithel der entzündeten Frosch-Hornhaut; Flemming hat auch verschiedentlich darauf aufmerksam gemacht, dass während der Knäuelform der Tochterkerne in der Äquatorialebene im Bereich der achromatischen Figur eine Differenzierung in Form von länglichen Verdickungen auftritt oder aber kleine Körnchen daselbst sichtbar werden. In letzter Zeit hat er dann durch das „Orangeverfahren“ im Bereich des Äquators mehrere (meist vier oder mehr) tingierte Körperchen zwischen den Verbindungsfäden liegen sehen, die dann, wenn das Fadenbündel an der Abschnürungsstelle eng zusammengenommen wird, zu einem scharf gefärbten Körper, dem „Zwischenkörper“ verschmelzen; von diesem gehen dann die Bündel der Verbindungsfäden in jede Tochterzelle aus. Flemming beansprucht für diese Körper eine protoplasmatische Herkunft und schliesst die Möglichkeit, dass sie aus einer dem Kernchromatin gleichen Substanz bestehen könnten, aus.

Auf diese Arbeit Flemming's folgten dann mehrere bestätigende und ergänzende Angaben von Gerlach, Solger, Geberg, M. Heidenhain und van der Stricht („ce corpuscule se montre toujours en rapport avec la partie resserrée et étranglée du faisceau de fibres achromatiques réunissantes“).

Wenn ich nun die sämtlichen Angaben der erwähnten Autoren durchmustere und prüfe, ob dieselben sich mit der von mir gegebenen Deutung vertragen, so kann ich in der That hinsichtlich der positiven Befunde nur eine Bestätigung meiner

Ansicht finden. Flemming sagt allerdings in seiner Arbeit: „Überall, wo sich junge Tochterkernpaare finden, deren Kerne noch Reste der Dispiremstruktur und die bekannte Polbucht haben, lässt sich auch am Grenzrande der beiden Zellen der Zwischenkörper erkennen, ist aber zu dieser Zeit schon merklich kleiner und weniger tingibel geworden. Hier und da sieht man ihn noch zwischen Zellen, deren Kerne völlige Ruheform zeigen. Schliesslich scheint er in der Zellgrenze zu verschwinden.“ Ich habe in meinen Präparaten die Zwischenkörper nur so lange gesehen, als auch Reste von Centralspindelfasern vorhanden waren, dagegen nicht mehr bei Zellen im Ruhezustande und während der Endstadien der Mitose; angesichts der Angabe Flemming's unterliegt aber ihr Vorhandensein auch hier keinem Zweifel. Ich glaube für diese Fälle annehmen zu können, dass die Durchtrennung des Zwischenkörpers sich nicht gleichzeitig mit der Durchschnürung der Zelle vollzogen hat, und dass derselbe infolge eines Hindernisses in der Verbindungsbrücke liegen geblieben ist, während im übrigen wohl die Centralspindel sich von ihm losgelöst und in der gewöhnlichen Weise ihren Bestimmungsort erreicht hat.

Wenn wir uns nun fragen, ob diese Vorgänge bei tierischen Zellen mit Recht mit den Vorgängen der Zellplattenbildung bei den pflanzlichen Zellen homologisiert wurden, so kann ich diese Frage nur zum Teil bejahen.

Vorerst sei aber hervorgehoben, dass mit einer derartigen Homologie, sollte sie sich auch durchführen lassen, sehr wenig gewonnen wäre und jedenfalls das Auftreten von äquatorialen Differenzierungen der Centralspindel und das Auftreten der Zwischenkörper nicht hinreichend erklärt wäre. Denn es wäre eine höchst auffallende Erscheinung in der Phylogenie der Zelle, wenn die tierische Zelle einen solchen vererbten Anklang an ihre Verwandtschaft mit der pflanzlichen Zelle noch bis zum

Menschen hinauf nur als ein rudimentäres Gebilde mit sich tragen sollte; vielmehr müssten wir annehmen, dass diese morphologisch in die Erscheinung tretende Vererbungsspur zugleich einen Funktionswechsel erfahren hat, also die erste Frage wäre, was diese Zwischenkörper bezwecken [1]). Die Frage ist bisher nicht erörtert worden. Wenn ich aber trotzdem behaupte, dass die Homologie mit den Vorgängen bei Pflanzenzellen wirklich vorhanden sei, so geschieht dies aus dem Grunde, weil ich mich der Vermutung nicht erwehren kann, ob nicht in den pflanzlichen Zellen zwei parallel neben einander verlaufende Prozesse zu einem zusammengefasst worden sind, nämlich eine äquatoriale Differenzierung der Centralspindelfasern zum Zweck ihrer Halbierung und eine eigentliche Zellplattenbildung, aus der die Zellscheidewand hervorgeht. Von diesen beiden Prozessen ist der eine, nämlich eine eigentliche Zellplattenbildung zum Zweck der Scheidewandbildung, bei tierischen Zellen garnicht vertreten, wodurch der zweite desto deutlicher und unverhüllter zu Tage tritt.

Die Zeichnungen sind sämtlich mit Seibert apochrom. homog. Immersion 2,0, 1,30 und dem Oberhäuser'schen Zeichenapparat in der Höhe des Arbeitstisches entworfen, die Einzel-

---

1) Bürger kommt in einem neulich veröffentlichten Aufsatz: „Was sind die Attraktionssphären und ihre Centralkörper?“ (Anatom. Anzeiger VII. 1892, Nr. 7 u. 8) auch auf die Flemming'schen Zwischenkörper zu sprechen und versucht für dieselben ähnlich wie für die Attraktionssphären und Centralkörper eine Erklärung zu geben, auf die ich hier näher einzugehen nicht für notwendig halte. Die Erklärungsversuche des Autors tragen so wenig den bekannten Thatsachen über Zellstruktur und über den Mechanismus der Mitose Rechnung, dass ich glaube, dieselben hätten auch ohne die Bemerkungen Fick's (Bemerkungen zu O. Bürger's Erklärungsversuch der Attraktionssphären, Anatom. Anz. VII. 15) keinen weiteren Anklang gefunden; und ich halte die Gefahr, dass durch diese „Erklärung“ eine Verwirrung unserer Vorstellungen über diese Gebilde oder eine Benachteiligung der immer sich mehrenden thatsächlichen Aufschlüsse hervorgerufen werden könnte, für ausgeschlossen. „Manches Bestechende“, wie Fick, kann ich in Bürger's Deutung nicht sehen.

heiten mit Okular 4, 6, 8 eingetragen. Fig. 1–16 stammt von Kaninchen- und Hunde-Embryonen, Fig. 17—20 von einem suborbitalen Hautcarcinom des Menschen, Fig. 21—24 aus dem Darmepithel des Frosches, Fig. 25, 32, 34, 36 aus dem Darmepithel des Axolotl, Fig. 26, 27, 28, 29, 30, 31, 33, 35 vom Salamander. Nähere Erklärung im Text.

Litteraturverzeichnis.

1. Balbiani, Sur les phénomènes de la division du noyau cellulaire. Comptes rendus 1876. 30 Okt. p. 831.
2. van Beneden, Recherches sur les Dicyémides. Bulletin de l'académie royale de Belgique, 1876.
3. Bigelow, Untersuchungen über die Teilungsvorgänge bei Knorpelzellen. Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. XVI, 1879.
4. Bütschli, Studien über die ersten Entwickelungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Konjugation bei Infusorien. Abhandlungen, herausgegeb. von der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft, X, 1876, p. 213.
5. Carnoy, La cytodiérèse chez les Anthropodes. La Cellule I.
6. Carnoy, La cytodiérèse de l'oeuf. La Cellule II u. III.
7. Carnoy, Conférence. La Cellule III, p. 244.
8. Carnoy, La segmentation de l'oeuf chez les Nématodes. La Cellule III.
9. Flemming, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. XX, 1882.
10. Flemming, Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. 1882.
11. Flemming, Verhandlungen des X. internationalen medizinischen Kongresses in Berlin 1890.
12. Flemming, Über Zellteilung. Referat. Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft auf der fünften Versammlung zu München 1891.
13. Flemming, Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Archiv für mikroskop. Anat., Bd. XXXVII.
14. Fol, Sur le développement des ptéropodes. Arch. de zoologie expérimentale et générale, IV, 1875, p. 11.
15. Fol, Sur les phénomènes intimes de la division cellulaire. Comptes rendus 2. Oct. 1876, p. 667.
16. Fol, Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux. Mémoires de la société de phys. et de l'histoire naturelle de Génève 1879. T. 26.
17. Geberg, Zur Kenntnis des Flemming'schen Zwischenkörperchens. Anat. Anzeiger 1891, Nr. 22.

18. Gerlach, Verhandlungen des X. internationalen Kongresses in Berlin 1890.
19. Hanstein, Gestaltungsvorgänge in den Zellkernen bei der Teilung der Zellen. Sitzungsberichte des naturhistorischen Vereins der preussischen Rheinlande und Westphalens. Bonn 1879.
20. Heidenhain, M., Kern und Protoplasma. Festschrift für A. von Kölliker zum 50jährigen Doktorjubiläum 1892.
21. Henking, Unters. über die ersten Entwickelungsvorg. in den Eiern der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 51, 1891.
22. Hermann, Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Arch. für mikroskop. Anatomie, XXXVII, 1891.
23. v. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre. 1889.
24. v. Kostanecki, Über Centralspindelkörperchen bei karyokinetischer Zellteilung. Anatomische Hefte, Bd. I, 1892.
25. Mayzel, Centralblatt für medizinische Wissenschaften 1875 u. 1877.
26. Mayzel, O., Karyomitozie. Festschrift für Prof. Hoyer.
27. Mark, On early stages in the embryology of Limax campestris. Zoologischer Anzeiger 1879.
28. Prenant, Observations cytologiques sur les éléments séminanx de la Scolopendre et de la Lithobie. La Cellule III, fasc. 3, 1887.
29. Prenant, Le „corps intermédiaire“ de Flemming dans les cellules séminales de la Scolopendre et de la Lithobie. Comptes rendus des séances de la société de biologie 27. février 1892.
30. Rabl, Über Zellteilung. Morphol. Jahrbuch, Bd. X.
31. Schleicher, Die Knorpelzellteilung. Archiv für mikroskop. Anatomie, XVI, 1877.
32. Solger, Zur Kenntnis der Zwischenkörper sich teilender Zellen. Anatom. Anzeiger 1891, Nr. 17.
33. Strasburger, Sitzungsberichte der Jenaischen Gesellschaft für Naturwiss. u. Medizin. 1879.
34. Strasburger, Zellbildung und Zellteilung. III. Aufl. 1880.
35. Strasburger, Über Kern- und Zellteilung im Pflanzenreich. Jena 1888.
36. Treub, Quelques recherches sur le rôle du noyau dans la division des cellules végétales. Naturk. Verhandl. der koningklingken Akad. van Wetenschappen. Amsterdam 1878—79.
37. Van der Stricht et van Bambeke, Caryomitose et division directe des cellules à noyau bourgeonnant à l'état physiologique. Verhandl. der anatom. Gesellschaft auf der fünften Versammlung in München 1891.
38. Van der Stricht. Division mitosique des érythroblastes et des leucoblastes à l'intérieur du foie embryonnaire des mammifères. Anatom. Anzeiger 1891, Nr. 20, 21.
39. Van der Stricht, Contribution à l'étude de la sphère attractive. Bulletin de l'académie royale de Belgique. 3me Série, XXIII, 1892.
40. Waldeyer, Über Karyokinese und deren Beziehung zu den Befruchtungsvorgängen. Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. 32, 1888.





Lith. Anst. v. C. Kirst, Leipzig. Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.


KÓŁKO PRZYRODNIKÓW
w KRAKOWIE.


Bibl. Jag



Verlag von J. F. Bergmann in Wiesbaden.

Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte.

Unter Mitwirkung von

K. v. Bardeleben, Jena; D. Barfurth, Dorpat; G. Born, Breslau; Th. Boveri, München; J. Disse, Göttingen; C. Eberth, Halle a/S.; W. Flemming, Kiel; A. Froriep, Tübingen; C. Golgi, Pavia; F. Hermann, Erlangen; F. Hochstetter, Wien; G. v. Kupffer, München; W. Roux, Innsbruck; J. Rückert, München; Ph. Stöhr, Zürich; H. Strahl, Marburg; H. Strasser, Bern

Herausgegeben von

Fr. Merkel in Göttingen und **R. Bonnet** in Giessen.

I. Band: 1891. *Preis: M. 25.—.*

Die Gebiete, welche den Geist des Menschen vorwiegend beschäftigen und dem Denken und Thun der gebildeten Völker ihr Siegel aufdrücken, wechseln. Man kann von einem Zeitalter der Theologie, der Jurisprudenz, der Philosophie und mancher anderer Wissenszweige sprechen und Niemand wird es bestreiten, wenn wir sagen, dass wir augenblicklich im Zeitalter der Naturwissenschaften stehen. Man braucht blos die Worte: Elektricität, Atomtheorie, Spektralanalyse, Darwinismus, Bakteriologie, Zellenlehre auszusprechen, um klar vor Augen zu sehen, dass Jahrtausende dem nichts Ebenbürtiges geleistet haben, was ein kurzes Jahrhundert hervorgebracht hat. Die überreiche Produktion auf allen Gebieten ist der Grund, warum es dem Einzelnen unmöglich wird, auch nur die nächstliegenden Disziplinen zu überschauen und man ist seit lange bestrebt, in Berichten aller Art den naturwissenschaftlich Gebildeten Gelegenheit zu geben, sich rasch und mühelos auch über Gebiete zu unterrichten, welche dem eigenen Arbeitsfeld ferner stehen.

Unter den naturwissenschaftlichen Fächern nimmt die Anatomie deshalb einen hohen Rang ein, weil sie die Vermittlerin zwischen den beschreibenden Naturwissenschaften und der praktischen Medizin darstellt, und weil sie den Vertretern dieser beiden Richtungen in gleicher Weise am Herzen liegen muss. Man verdankt ihr den Ausbau der Zellenlehre und damit die Eröffnung eines Verständnisses der Organisation von Tier und Mensch überhaupt. Nachdem die vergangenen Jahrzehnte die Grundlagen geschaffen haben, auf welchen sich die Thatsachen im Lichte der neueren Naturforschung aufbauen sollen, ist die Anatomie augenblicklich damit beschäftigt, die gewonnenen Grundprinzipien und allgemeinen Erfahrungen mit allen Mitteln der ausserordentlich vervollkommneten Technik auf die einzelnen Kapitel anzuwenden und das Verständnis derselben teils zu erweitern, teils überhaupt ganz neu zu begründen. Es nimmt dabei neben der Untersuchung der fertigen Gewebe und Organe die Entwickelungsgeschichte einen breiten Platz ein und die Überzeugung, dass dieselbe nicht allein für ein theoretisches Verständnis des Körperaufbaues, sondern auch für zahlreiche praktische Fragen eine hohe Bedeutung beansprucht, dringt in immer weitere Kreise. Bei der Fülle von Material, welche diese rege und fruchtbringende Thätigkeit zu Tage gefördert hat, darf man es mit Freude begrüssen, dass sich eine Anzahl von bewährten Forschern auf dem Gebiet der Anatomie und Entwickelungsgeschichte vereinigt hat, um Referate herauszugeben, welche es jedem Naturforscher und Arzt möglich machen sollen, geistig an den Fortschritten der Anatomie mitzuarbeiten und sich einen Einblick in Leben und Bewegung derselben zu verschaffen.

Anders als die vorhandenen Jahresberichte, welche nur Register der alljährlich erschienenen Arbeiten mit kurzer Inhaltsangabe darstellen und welchen durchaus keine Konkurrenz gemacht werden soll, werden die neuen Referate über die anatomischen und entwickelungsgeschichtlichen Arbeiten in der Art berichten, dass grössere Fragen, welche einem gewissen Abschluss entgegengeführt sind, oder bei deren Behandlung wichtige und fundamentale Resultate erzielt würden, in der Form von möglichst übersichtlichen und lesbaren Essays besprochen werden, welche es auch dem, der nicht mitten in der anatomischen Forschung, ermöglichen sollen, bedeutungsvolle Fortschritte und wirkliche Leistungen sogleich zu erkennen. Es wird durch diese Zusammenfassungen nach und nach eine Geschichte der einzelnen Abschnitte der anatomischen Wissenschaft entstehen, welche dem Leser, der sich über den Stand und die Entwickelung irgend einer einschlägigen Frage rasch orientieren will, jeder Zeit erschöpfend Auskunft giebt.

Druck der Kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.